Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.

(Aus dem deutschen physiologischen Institute zu Prag.)

Dreizehnte Mittheilung.

Über du Bois-Reymond's Untersuchung der secundär-elektromotorischen Erscheinungen am Muskel.

Von **Dr. Ewald Hering,**

Professor der Physiologie an der deutschen Universität zu Prag.

In der zwölften Mittheilung habe ich bereits der Abhandlung du Bois-Reymond's „über secundär-elektromotorische Erscheinungen an Muskeln, Nerven und elektrischen Organen"[1] Erwähnung gethan, in welcher derselbe zu Folgerungen gelangt, die zu den von mir gefundenen Thatsachen in schroffem Widerspruche stehen. Du Bois-Reymond zieht aus seinen Versuchen den Schluss, dass ein elektrischer Strom den Muskel auf der ganzen durchflossenen Strecke polarisire. Dem entsprechend soll nach der Öffnung des Stromes jeder beliebige Theil der interpolaren Strecke, welcher zwischen zwei mit der Bussole verbundenen Elektroden liegt, einen Nachstrom oder Polarisationsstrom zeigen, der je nach der Dichte und Dauer des primären Stromes diesem bald entgegengesetzt, bald gleichgerichtet ist. Gleich lange Theile der interpolaren Strecke sollen, einen überall gleich grossen Querschnitt der letzteren vorausgesetzt, gleiche Polarisationsströme geben, so dass es gleichgiltig wäre, von welchem Theile der interpolaren Strecke man den

[1] Sitzungsber. der Berliner Akademie. Math.-physik. Classe, vom 5. April 1883.

Polarisationsstrom ableitet, soferne nur immer die Länge dieses Theiles dieselbe bleibt. Einen ausreichenden Widerstand des Bussolkreises vorausgesetzt, soll bei Ableitung von einer längeren Theilstrecke der Polarisationsstrom wegen der grösseren Zahl der zwischen den Bussolelektroden gelegenen elektromotorischen Stellen entsprechend stärker sein, als bei kürzerer abgeleiteter Theilstrecke, am stärksten daher, wenn man die ganze interpolare Strecke zwischen die Bussolelektroden eingeschaltet hat. In dieser Hinsicht sollen sich also die positiven oder negativen Polarisationsströme ganz analog den negativen Polarisationsströmen eines mit verdünnter Schwefelsäure getränkten Kohlecylinders verhalten, wesshalb auch du Bois-Reymond eine „innere Polarisation“ der ganzen interpolaren Strecke annimmt.

Dem entgegen bin ich zu dem Ergebnisse gelangt, dass die Polarisationsströme, welche man von einem Muskel nach der Öffnung des primären oder Reizstromes erhält, lediglich aus Veränderungen resultiren, welche der letztere an allen den Stellen der contractilen Substanz der Muskelfasern erzeugt, an denen er diese Substanz betritt oder verlässt, kurz gesagt, an den anodischen und kathodischen Stellen der contractilen Substanz. Soweit der Strom wirklich mathematisch genau parallel mit den Muskelfasern fliesst, polarisirt er dieselben höchst wahrscheinlich gar nicht; wenigstens liegt keine einzige Beobachtung vor, welche zu einem solchen Schlusse berechtigen würde. Sollte eine Polarisation der Muskelsubstanz auf der, im strengsten Sinne interpolaren Strecke stattfinden, so wäre sie jedenfalls so geringfügig, dass man sie gegenüber den Polarisationsströmen, welche sich aus den Veränderungen der anodischen und kathodischen Stellen ergeben, einstweilen ganz vernachlässigen könnte.

Diese Veränderungen kann man, ohne damit irgend etwas in Betreff ihres eigentlichen Wesens präjudiciren zu wollen, als eine Polarisation bezeichnen, welche dann aber nicht mit der physikalischen innern, sondern höchstens mit der äussern Polarisation in eine gewisse Analogie gebracht werden könnte. Dies gilt wenigstens von der negativen Polarisation, während die positive, als auf einer Erregung der lebendigen Substanz beruhend,

eine Analogisirung mit der physikalischen Polarisation überhaupt nicht zulässt.

Die an den anodischen Stellen der contractilen Substanz durch den Reizstrom gesetzten Veränderungen nenne ich die anodische, die an den kathodischen Stellen gesetzten die kathodische Polarisation der bezüglichen Stellen.

Unter interpolarer Strecke einer längs durchströmten Muskelfaser kann streng genommen nur eine solche verstanden werden, welche keine einzige anodische oder kathodische Stelle hat. Da aber bei einem längs durchströmten parallelfasrigen und „monomeren" (siehe unten) Muskel die anodischen, beziehungsweise kathodischen Stellen zum weitaus grössten Theile in der Gegend zusammengedrängt sind, wo der Strom den Gesammtmuskel betritt oder verlässt, so kann man die ganze zwischen diesen beiden Stellen liegende Muskelstrecke mit angenäherter Richtigkeit als interpolar bezeichnen, darf aber nicht vergessen, dass sich thatsächlich, aus von mir früher erörterten Gründen, immer auch innerhalb dieser Strecken einzelne anodische und kathodische Stellen befinden, und zwar auch dann, wenn keine Muskelfaser innerhalb dieser Strecke endet. Endlich muss man bedenken, dass ausser den Muskelfasern noch andere Gewebe im Muskel enthalten sind, welche möglicherweise auch merklich polarisirt werden können.

Der durch die Veränderungen der anodischen Stellen der contractilen Substanz bedingte positive Polarisationsstrom ist nach meiner Auffassung ein sogenannter Actionsstrom, erzeugt durch eine von der Seite der Anode ausgehende Öffnungserregung, ein Actionsstrom, der sich allerdings wesentlich anders verhält, als die nach Momentanreizungen auftretenden Actionsströme. Ich will jedoch auch diesem Öffnungs-Actionsstrome im Folgenden vorläufig den Namen eines Polarisationsstromes belassen.

Die in der vorigen Mittheilung enthaltenen Thatsachen gaben nun zwar schon hinreichende Beweise dafür, dass die von du Bois-Reymond angenommene innere Polarisation nicht die wesentliche Ursache der von ihm beobachteten secundär-elektromotorischen Erscheinungen sein kann; doch halte ich mich verpflichtet, noch eine eingehendere Widerlegung seiner Auffassung zu geben.

I.

Du Bois-Reymond benützte zu seinen Versuchen zwei Muskeln zugleich, nämlich den m. rectus intern. maj. (Ecker), welchen Cuvier adductor magnus und du Bois-Reymond gracilis nennt, und den m. semimembranosus (Cuvier, Ecker, du Bois-Reymond). Der erste ist ein beiderseits nach der dünnen Sehne hin verjüngter, ziemlich symmetrischer Muskel, hat jedoch eine, das mittlere Drittel des Muskels schräg durchsetzende sehnige Inscription, welche ihn vollständig in einen oberen und einen unteren Theilmuskel trennt. Der m. semimembranosus wird ebenfalls, wenigstens zum grösseren Theile, von einer Inscription schräg durchsetzt, besteht also nur theilweise aus langen Fasern. Er ist überdies sehr unsymmetrisch, entspringt mit breiter Sehne am Becken und verjüngt sich von oben nach unten, zuerst allmälig, schliesslich aber ziemlich schnell, um in eine dünne Sehne auszulaufen. Die Inscriptionen beider Muskeln sind von du Bois-Reymond gelegentlich einer früheren Untersuchung[1] ausführlich beschrieben und abgebildet worden. Er bemerkte auch, „dass der m. semimembranosus in einem Theile seiner Länge von unten nach oben neue Fleischbündel ansetzt, die von beiden Seiten eines an seinem äussern Umfange emporsteigenden Sehnenstreifens entspringen".

Beide Muskeln wurden zum Zwecke der Polarisationsversuche so präparirt, dass sie unter sich in ihrer natürlichen Verbindung und überdies mit Stücken des Beckens und der Tibia in Verbindung blieben. Mittels dieser Knochen wurden sie in einem Muskelspanner horizontal ausgestreckt und gleichsam als ein einziger dicker Muskel verwendet.

„Zunächst den Elfenbeinplatten des Spanners werden den Muskeln von der inneren (femoralen) Seite her die Schneiden von Keilbäuschen angelegt, welche den polarisirenden Strom zuführen; dazwischen, von der äusseren Seite her, die Schneiden von Keilbäuschen, welche den Polarisationsstrom ableiten. Des Widerstandes der Sehnen wegen, die sich erhitzen und austrocknen

[1] Über die negative Schwankung des Muskelstromes. III. Abth. §. 25. 3. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1876.

würden, kann man nicht, was sonst grosse Vorzüge hätte, den Muskeln den Strom durch die den Knochenstücken ausserhalb der Elfenbeinplatten angelegten gewöhnlichen Bäusche zuführen.“ [1]

In Betreff des letzteren Punktes ist zu bemerken, dass du Bois-Reymond Ströme bis zu 50 Grove benutzte. Ich bin vorerst nicht über 8 Daniell hinausgegangen, weil ich den Muskel nur reizen und nicht zugleich tiefer schädigen wollte.

Um die Ergebnisse der Versuche du Bois-Reymond's verstehen zu können, ist zunächst nöthig, festzustellen, wie die anodischen und kathodischen Stellen im Muskel vertheilt waren.

Der am natürlichen Längschnitte des Muskels nahe der Sehne aus der Reizanode kommende Strom kann im Allgemeinen nicht durch den natürlichen Querschnitt der einzelnen Muskelfasern in deren contractile Substanz eintreten, vielmehr muss er, um von den der Elektrode zunächstliegenden Fasern zu den entfernteren zu gelangen, die ersteren quer oder schräg durchsetzen. Daher können erst in einiger Entfernung von der Elektrode die anfangs divergirend von der letzteren ausstrahlenden Stromfäden annähernd parallel mit den Muskelfasern verlaufen. Jede von einem Stromantheil quer durchsetzte Faser hat anodische und kathodische Stellen zugleich. Da ferner der Doppelmuskel im Ganzen sich nahe dem oberen und unteren Ende stark verjüngt, so endigen seine Fasern zu einem wesentlichen Theile schon in einem mehr oder weniger erheblichen Abstande vom Beginn der eigentlichen Sehne. Beim m. semimembranosus kommt im Besonderen der Umstand hinzu, dass er, wie oben erwähnt, in der Richtung von unten nach oben zahlreiche neue Fasern ansetzt. Würde der Strom durch die Sehnen ein- und austreten, so würden sich in der ganzen Muskelstrecke, in welcher noch Muskelfasern entspringen oder endigen, entsprechend viele anodische, beziehungsweise kathodische Stellen finden, und dieser Theil des Muskels würde also eine anodische, beziehungsweise kathodische Strecke darstellen, wenn wir hierunter die Muskelstrecke verstehen, in welcher im Wesentlichen die anodischen oder kathodischen Stellen zusammengedrängt sind. Liegen die Reiz-

[1] L. c. S. 8

elektroden zwar an der Längsoberfläche des Muskels, aber nahe den Sehnen und noch innerhalb der stark verjüngten Endstrecken des Muskels, so wird der Strom ebenfalls unterwegs noch zahlreiche Muskelfaserenden finden, durch deren natürlichen Querschnitt er ein- oder austritt. Ganz besonders würde dies aber nach dem Gesagten am untern Ende des m. semimembranosus Fall sein.

Die Bedeutung des Umstandes, dass der grösste Theil der Muskelfasern in der Nähe der Anode von quer- oder schräglaufenden Stromfäden durchsetzt wird und daher jede solche Faser auf ihrer, der Reizanode zugewandten Seite anodische Stellen mit etwas grösserer, auf der andern Seite kathodische Stellen mit etwas geringerer Stromdichte hat, soll hier nicht weiter erörtert werden, weil hierzu ein genaueres Eingehen auf die sogenannte Querpolarisation des Muskels nöthig wäre. Jedenfalls aber geht aus der geschilderten Vertheilung der anodischen und kathodischen Stellen hervor, dass von der, in der Nähe der Sehne dem Muskel seitlich anliegenden Reizelektrode bis zu dem Punkte des Muskels, von welchem ab seine Dicke nicht weiter merklich zu- oder abnimmt, überwiegend anodische beziehungsweise überwiegend kathodische Stelle liegen müssen, und dass daher diese ganze Strecke als anodische oder kathodische angesehen werden darf.

Wenn also die Reizelektroden den Sehnenenden des Muskels, und die Bussolelektroden wieder den Reizelektroden nahe liegen, so befinden sich die Bussolelektroden noch im Bereiche der anodischen und kathodischen Strecke, und am untern Ende des Muskelpaares wird dies wegen des unsymmetrischen Baues des m. semimembranosus auch dann noch der Fall sein, wenn die Reizelektrode ziemlich weit vom sehnigen Ende abliegt.

Hätten nun auch die Muskeln keine Inscription, so würde gleichwohl, nach jeder Öffnung eines durch die Reizelektrode zugeführten Stromes, im Bussolkreise ein Polarisationsstrom auftreten müssen, weil alle in der anodischen und kathodischen Muskelstrecke liegenden an- oder kathodischen Stellen der Sitz einer durch den Reizstrom bedingten Veränderung sind, die sich nun elektromotorisch geltend machen müsste.

Du Bois-Reymond hat nicht angegeben, wie weit die Bussolelektroden von den Reizelektroden ablagen, welche letzteren dem Sehnenende des Muskelpaares, wie es nach seiner Beschreibung scheint, sehr nahe waren. Wahrscheinlich ist, dass beide Bussolelektroden noch im Bereiche der anodischen und kathodischen Strecke lagen, und jedenfalls ist dies von der untern Elektrode anzunehmen, weil, wie gesagt, der m. semimembranosus noch eine Strecke weit hinauf neue Fasern ansetzt.

Wenn aber auch die Bussolelektroden soweit von den Reizelektroden ablägen, dass sie dem Bereiche der genannten anodischen und kathodischen Strecke völlig entrückt wären und dass aus den in diesen Strecken durch den Reizstrom gesetzten elektromotorischen Veränderungen kein in die Bussolelektroden sich ergiessender Polarisationsstrom resultiren könnte, so würde doch nach wie vor die hier noch viel wesentlichere Polarisation an den Inscriptionen nicht ausgeschlossen sein. Denn zwischen den beiden Bussolelektroden liegt die sehnige Scheidewand, welche jeden der beiden Muskeln so durchtrennt, dass er gleichsam aus zwei hintereinander liegenden Sondermuskeln besteht. Vor der Inscription tritt der Strom aus den Fasern des einen Sondermuskels aus, um hinter derselben wieder in die Fasern des zweiten Sondermuskels einzutreten. Auf der einen Seite der Inscription liegen also unzählige kathodische, auf der andern gleichviel anodische Stellen und die einen wie die andern sind Sitz einer polaren Veränderung. Die Veränderung der anodischen Stellen bedingt einen Polarisationsstrom und die der kathodischen einen zweiten. Beide Ströme sind, wie in der vorigen Mittheilung gezeigt wurde, je nach den Umständen bald gleich- bald entgegengesetzt gerichtet, und der in den Bussolkreis eintretende „Polarisationsstrom" stellt also bald die Summe, bald die Differenz, kurz gesagt, die algebraische Summe der beiden Ströme dar, welche gesondert auftreten würden, wenn man entweder sämmtliche anodische oder sämmtliche kathodische Stellen an der Inscription plötzlich unwirksam machen könnte.

Daher können die Versuche du Bois-Reymond's gar nichts für eine „innere" Polarisation, d. h. dafür beweisen, dass der Reizstrom auch auf der eigentlichen interpolaren Strecke, nämlich soweit er nur

innerhalb der contractilen Substanz sämmtlicher Fasern verläuft, diese Substanz irgendwie polarisire. Die Polarisationsströme, welche du Bois-Reymond beobachtete, waren der Hauptsache nach das Ergebniss der an den Inscriptionen stattfindenden Polarisationen oder die algebraischen Summen der beiden hierdurch bewirkten Polarisationsströme. Überdies aber kamen noch die Polarisationen in der Nähe der oberen und mehr noch der unteren Reizelektrode in Betracht, um so mehr, je näher die Bussolelektroden den Reizelektroden lagen. Hiernach hat du Bois-Reymond die algebraischen Summen von vier gleichzeitigen Polarisationsströmen beobachtet.

Ein besonderer Übelstand bei den Versuchen du Bois-Reymond's liegt nun noch darin, dass die sehnige Inscription jedes der beiden von ihm benutzten Muskeln sehr schief zur Muskelaxe verläuft und dass die Inscriptionen beider Muskeln unter sich divergiren. Die Strecke vom oberen Ende der einen bis zum unteren der andern ist an den gespannten Muskeln beiläufig halb so lang als die Muskeln selbst sind. Diese ganze Strecke war sozusagen anodische und kathodische Strecke zugleich, und man müsste also die Bussolelektroden an die beiden Endviertel des Muskels anlegen, um sie jenen Strecken zu entrücken. Thäte man dies aber, so kämen sie wieder in das Bereich der an die Reizelektroden angrenzenden anodischen und kathodischen Strecken. Bedenkt man hierzu, dass die Richtung und Stärke der von einem Reizstrome erzeugten Polarisationsströme mit von seiner Dichte an den einzelnen anodischen und kathodischen Stellen abhängt und endlich, dass in jedem Muskel zwei Öffnungserregungen entstehen mussten, welche eine bald grössere, bald kleinere Muskelstrecke betreffen konnten (siehe unten): so sieht man, unter wie ausserordentlich verwickelten Bedingungen die Versuche du Bois-Reymond's angestellt sind. Es ist daher auch nicht möglich, das Ergebniss jedes Einzelversuchs theoretisch abzuleiten.

Nur Einiges erscheint nach den von mir in der letzten Abhandlung mitgetheilten Sätzen sofort erklärlich, nämlich erstens, dass sehr schwache Ströme stets nur negative Polarisation gaben. Dies war unausbleiblich, weil solche Ströme sowohl an der Anode als an der Kathode negative Polarisation bewirken, daher für solche Fälle das Gesammtergebniss sämmtlicher ano-

discher und kathodischer Polarisationen des du Bois-Reymond'-schen Präparates eben auch nur ein negativer Polarisationsstrom sein konnte. Zweitens ist klar, warum sehr kurzdauernde aber starke Ströme nur positive Polarisationsströme gaben. Denn solche Ströme wirken entweder überhaupt nur an der Anode merklich und dann stets im Sinne einer positiven Polarisation oder ihre positive anodische Wirkung ist wenigstens viel stärker, als ihre negative kathodische, daher das Gesammtergebniss sämmtlicher Polarisationswirkungen nur ein positives sein kann.

Bei sehr schwachen Strömen, ebenso wie bei starken mit sehr kurzer Schliessungsdauer liegen die Verhältnisse überhaupt viel einfacher und sind leichter zu überblicken, desshalb, weil die Öffnungsdauererregung sich dabei auf die den anodischen Stellen unmittelbar anliegenden Theile der Fasern beschränkt. Länger andauernde stärkere Reizströme aber bewirken nach der Öffnung eine sich in der Richtung des Reizstromes weiter ausbreitende Dauererregung. Bei dem Präparate du Bois-Reymond's musste dies zur Folge haben, dass diejenige Bussolelektrode, welche sich in der Nähe der Reizanode befand, bei stärkeren Öffnungserregungen in den Bereich der erregten und daher relativ negativen Muskelstrecke zu liegen kam. Wenn also auch die Bussolelektroden soweit von den Reizelektroden ablagen, dass sie dem Bereiche der entsprechenden anodischen und kathodischen Strecke möglichst entrückt waren und wenn daher bei schwächeren oder sehr kurzen starken Reizströmen im Wesentlichen nur die an der Inscription entstandenen Polarisirungsströme sich im Bussolkreise geltend machten, so trat doch gewiss ein neuer Factor dann hinzu, wenn in Folge stärkerer und länger andauernder Reizung weiter ausgebreitete Öffnungsdauererregungen entstanden.

Jede Reizung mit länger dauernden stärkeren Strömen musste zwei Strecken des Muskels zugleich in Öffnungsdauererregung bringen, erstens eine von der Gegend der Reizanode beginnende und sich mehr oder weniger weit nach der Muskelmitte hin erstreckende Erregung und zweitens eine von der Inscription ausgehende und sich mehr oder weniger weit nach der Reizkathode hin ausbreitende. Diese beiden gleichzeitigen Dauererregungen mussten im Allgemeinen von verschiedener

Stärke und Ausbreitung sein, weil die Bedingungen, unter welchen der Strom aus der dem Muskel seitlich anliegenden Reizelektrode in die einzelnen Fasern desselben eintrat, ganz andere waren, als diejenigen, unter denen er aus der Inscription in die natürlichen Querschnitte der Fasern der zweiten Muskelhälfte eintrat. Man sieht wenigstens sofort, dass die Verhältnisse der Stromdichte an den anodischen Stellen der einzelnen Faser hier ganz andere sein müssen, wie dort, und von diesen Stromdichten hängt ja wesentlich die Öffnungserregung jeder Faser mit ab.

Ich habe bisher einen Umstand nur beiläufig erwähnt, welcher die Sache noch wesentlich complicirt. Jeder Polarisationsstrom ist als die algebraische Summe der Einzelbeiträge zu betrachten, welche die einzelnen Muskelfasern dazu liefern. Tritt nun der Strom z. B. am dünnen Ende eines Muskels ein und geht von da nach der dickeren Mitte desselben, so nimmt er bis dahin, wo der Querschnitt des Muskels noch wächst, an Dichte ab. Auf dieser Strecke tritt er durch die natürlichen Enden aller der Muskelfasern ein, welche der Muskel hier ansetzt, und die Dichte, mit welcher er eintritt, ist weiter nach dem Äquator des Muskels hin viel geringer als weiter nach dem Muskelende hin. Hier wird die Dichte des Stromes vielleicht schon gross genug sein, um bereits positive anodische Polarisation zu bewirken, während er dort nur erst negative erzeugt. Die genannte anodische Muskelstrecke wird also nach der Öffnung des Reizstromes für sich schon doppelsinnige Polarisation zeigen. Da der m. semimembranosus von unten nach oben weit hinauf neue Fasern ansetzt, so kommt der erwähnte Umstand wesentlich mit in Betracht.

Ähnlich verhält es sich überhaupt immer, wenn ein Strom nicht durch das natürliche Ende eines übrigens ganz parallelfaserigen Muskels, sondern von der Seite eintritt, auch wenn der Strom auf seinem Wege keine neuen Faserenden antrifft. In die der Reizanode unmittelbar benachbarten Fasern tritt der Strom mit viel grösserer Dichte ein, als in die weiter abliegenden. Dazu kommt hier noch, dass von dem Stromtheile, der in eine Faser eintritt, wieder nur ein Theil in derselben weiterfliesst, ein anderer Theil aber die Faser wieder verlässt, um in die weiter von der Reizanode entfernten Fasern einzutreten. Man müsste also erst genau die Gesetze der Querpolarisation etc. kennen, um sagen zu

können, in wie weit hier neben der anodischen auch kathodische Polarisation stattfinden kann. Jedenfalls überwiegt hier, wie theoretisch anzunehmen und auch experimentell erweisbar ist, die anodische Polarisation und ich habe desshalb im obigen diese allein in Betracht gezogen.

Aus allem Gesagten geht zur Genüge hervor, wie schwer oder unmöglich es ist, das Gewirr verschiedener Einzelpolarisationen aufzulösen, welche bei den Versuchen du Bois-Reymond's stattfinden mussten.

Nur eines Ergebnisses sei noch gedacht, auf welches du Bois-Reymond grosses Gewicht zu legen scheint. Er brachte in einer besonderen Versuchsreihe die eine Bussolelektrode an den „Äquator" des Muskelpaares, während die andere „unmittelbar entweder über der unteren oder unter der oberen" Reizelektrode lag. Die Reizelektroden befanden sich, wenn ich recht verstehe, wieder nahe den Muskelenden. Hierbei wurde also der Polarisationsstrom entweder nur von der oberen, oder nur von der unteren Muskelhälfte abgeleitet. Es ergab sich nun, dass die obere Hälfte stärkere positive Polarisation zeigte, wenn sie aufsteigend, als wenn sie absteigend durchströmt worden war, während die untere stärkere positive Polarisation ergab, wenn der Reizstrom absteigend gewesen war.

Man denke sich einmal, die obere und untere Hälfte des benützten Muskelpaares wären streng symmetrisch gebaut und beide Inscriptionen gingen genau durch den Äquator des Muskelpaares, es wären ferner die Reizelektroden streng symmetrisch angeordnet und es läge endlich die eine Bussolelektrode genau am Äquator, die andere abwechselnd an ebenfalls symmetrischen Stellen bald der oberen bald der unteren Muskelhälfte. Diesenfalls wäre für den, der bereits weiss, dass die Polarisationserscheinungen nicht auf innerer Polarisation, sondern auf Veränderungen an den Aus- und Eintrittstellen des Stromes beruhen, selbstverständlich, dass die eine Muskelhälfte sich gegenüber dem aufsteigenden Strome in jeder Beziehung ebenso verhalten müsste, wie die untere gegenüber dem absteigenden und umgekehrt, denn die eine Stromesrichtung hätte für die eine Hälfte genau dieselbe Bedeutung, wie die entgegengesetzte für die andere Hälfte, weil wegen der Symmetrie die eine Hälfte das Spiegelbild der anderen wäre.

Ebenso wäre von vorneherein zu erwarten, dass jede einzelne Muskelhälfte sich gegenüber beiden Stromesrichtungen im Allgemeinen verschieden verhalten würde, weil eben jede Hälfte für sich keinen symmetrischen Bau in Bezug auf oben und unten hätte.

Das du Bois-Reymond'sche Muskelpräparat weicht freilich sehr erheblich von dem eben angenommenen streng symmetrischen Muskelschema ab, doch besteht eine wesentliche Analogie insofern, als die den mittleren Theil beider Muskeln durchsetzenden Inscriptionen vorhanden sind, und das Muskelpaar sich nach oben und nach unten hin verjüngt. Das Ergebniss der genannten Versuche du Bois-Reymond's hat also für uns gar nichts Überraschendes, während es ihm allerdings auffällig und wichtig erscheinen konnte.

Dasselbe gilt von der weiteren Beobachtung du Bois-Reymond's, dass die Stärke der secundär-elektromotorischen Wirkungen in beiden Hälften des Muskelpaares (oder auch des m. gracilis allein) nicht gleich war. Diess hat seinen einfachen Grund darin, dass eben die Symmetrie der beiden Muskelhälften in Bezug auf den Äquator keine genaue ist; weder liegen die Inscriptionen im Äquator selbst, noch ist die Gestalt der oberen Hälfte des Muskelpaares (oder des Einzelmuskels) das genaue Spiegelbild der unteren. Es dürfte überhaupt wohl keinen zu dieser Art von Versuchen brauchbaren Muskel geben, dessen äusserer und innerer Bau eine solche strenge Symmetrie einhielte. Auffällig wäre also für uns nur gewesen, wenn du Bois-Reymond in beiden Muskelhälften eine immer gleiche Stärke der secundär-elektromotorischen Erscheinungen gefunden hätte, während das Gegentheil von vornherein verständlich ist.

Wenn endlich du Bois-Reymond betont, dass bei symmetrischer Lagerung der Bussolelektroden am Muskel, wobei wieder die eine derselben unterhalb der oberen, die andere oberhalb der unteren Reizelektrode liegt, die Polarisationsströme nicht für beide Richtungen des Reizstromes gleich stark sind, so muss man ebenfalls sagen, dass es nur wunderbar wäre, wenn sie immer gleich wären. Für den freilich, der von der Annahme einer inneren Polarisation auf der ganzen vom Reizstrome durchflossenen Strecke ausgeht, erwachsen aus all' solchen, von der

Richtung des Reizstromes abhängigen Ungleichheiten der Polarisation neue räthselhafte Probleme.

Es hat also keine Schwierigkeit, zu verstehen, wie die Polarisationsströme je nach der Richtung des Reizstromes im Muskelpaar verschieden stark ausfallen und wie die an der oberen Muskelhälfte abgeleiteten Polarisationsströme sich in gewissen Beziehungen entgegengesetzt den von der unteren Hälfte abgeleiteten verhalten konnten. Eine andere Frage ist, warum die positiven Polarisationen in jeder Muskelhälfte gerade dann stärker waren, wenn der Reizstrom in derselben vom Äquator nach dem Muskelende ging, als wenn er abterminal gerichtet war, und warum es sich nicht umgekehrt verhielt; warum ferner alle secundären Wirkungen gerade in der unteren Muskelhälfte stärker waren als in der oberen, warum sehr starke absteigende Ströme (30 und 40 Grove) bei Schliessungszeiten von 20″, 1′, 5′ wieder positive, aufsteigende aber negative Polarisation gaben u. s. f. Für jede dieser Fragen hätte ich zwar auf Grund der von mir am m. sartorius gewonnenen Erfahrungen eine Antwort, dass diese aber die richtige wäre, liesse sich doch nur mit Hilfe zahlreicher und mannigfaltig variirter Versuche am genannten Muskelpaare beweisen. Ich kann es jedoch nicht als meine Aufgabe betrachten, unter so höchst verwickelten Bedingungen, wie sie das Muskelpräparat du Bois-Reymond's darbietet, langwierige Untersuchungen anzustellen, die schliesslich auf einem weiten und mühsamen Umwege bestenfalls doch nur zur Erkenntniss derselben Gesetze führen könnten, welche ein regelmässig gebauter Muskel auf geradem Wege gewinnen lässt.

An die eben erwähnte Beobachtung, dass bei gewissen Stromstärken und Schliessungszeiten in jeder Muskelhälfte die positive Polarisation stärker war, wenn der Reizstrom in der bezüglichen Hälfte vom Äquator nach dem Muskelende verlief, knüpft du Bois-Reymond die Vermuthung, diese Erscheinung stehe in Beziehung zu dem Umstande, dass bei natürlicher Reizung eines Muskels durch die Nerven die Erregung von der Gegend des Äquators, wo sich die Nervenfasern in die Muskelfasern inseriren, nach den beiden Enden fortschreite. Die Richtung also, in welcher normaler Weise in der Muskelfaser der ihr

eigenthümliche physiologische Vorgang sich fortpflanzt, soll auch für die positive Polarisation die günstigere sein.

Nun ist aber nicht wohl einzusehen, wie die Beobachtungen du Bois-Reymond's an seinem Muskelpräparate auf eine solche Vermuthung führen können. Denn jeder der beiden Muskeln seines Muskelpaares besteht ja wegen der Inscription in functioneller Hinsicht aus zwei Sondermuskeln. Von m. rect. intern. maj. oder gracilis gilt diess im strengen Sinne des Wortes, vom m. semimembranosus wenigstens theilweise, denn nur ein Theil seiner Fasern läuft durch den ganzen Muskel, alle andern endigen oder entspringen an der Inscription. Nicht also von der Gegend des Äquators des Muskelpaares, d. h. von der Gegend der Inscriptionen wird die von den Nerven ausgelöste Erregung beginnen, sondern jede Muskelhälfte hat als functioneller Sondermuskel wieder ihren eigenen Äquator. Es wäre gegen alle Analogie, wenn die motorischen Nervenenden vorwiegend in der Gegend der Inscriptionen zusammengedrängt wären, vielmehr wird dies in der Gegend des Äquators jeder einzelnen Muskelhälfte der Fall sein, abgesehen von den langen Fasern des m. semimembranosus. Statt die positive Polarisation in beiden Hälften des Muskels zu vergleichen, hätte also du Bois-Reymond's jedes Muskelviertel darauf untersuchen müssen. Im ersten und dritten Viertel, von oben gerechnet, hätte sich dann die aufsteigende, im zweiten und vierten Viertel die absteigende positive Polarisation als die stärkere erweisen müssen, wenn der experimentelle Befund zur Stütze für die ausgesprochene Vermuthung eines Zusammenhanges zwischen Functionsrichtung und positiver Polarisation dienen sollte.

S. 396 spricht übrigens du Bois-Reymond gar nicht mehr von den Muskeln, an welchen die Versuche wirklich angestellt wurden, indem er sagt: „In den regelmässigen monomeren (d. h. nur aus langen Fasern bestehenden) Muskeln ist die positive Polarisation in der Richtung vom Äquator nach den beiden Enden stärker als in den entgegengesetzten.“ Nun sind aber in der ganzen Abhandlung entsprechende Versuche an solchen monomeren Muskeln gar nicht mitgetheilt, sondern nur die erwähnten Versuche am m. rectus internus und semimembranosus welche doch in eminentem Sinne „pleiomere“ Muskeln sind, d. h.

solche, deren Fasern im Verlaufe des Muskels endigen, beziehungsweise entspringen. Auch würde du Bois-Reymond, wenn er seine Versuche an monomeren Muskeln wiederholt hätte, das Gegentheil von dem gefunden haben, was er von ihnen behauptet, nämlich bei Reizströmen von relativ gleichwerthiger Stärke (beziehungsweise Dichte) und derselben kurzen Schliessungsdauer (0″, 32) wie bei seinen Versuchen, positive Polarisation in der an die Reizanode angrenzenden Muskelhälfte, gar keine oder schwächere negative Polarisation in der, der Reizkathode benachbarten und also in der Richtung vom Äquator nach dem Muskelende durchströmten Muskelhälfte.

Hätte du Bois-Reymond solche Versuche angestellt, so hätte er auch sofort erkannt, dass dabei der Muskel gar nicht in der ganzen interpolaren Strecke gleichsinnig polarisirt ist. (s. u. S. 462).

In den Erwägungen du Bois-Reymond's über den Zusammenhang zwischen positiver Polarisation des Muskels und der Richtung, in welcher die vom Nerven ausgelöste Contractionswelle abläuft, liegt also, wie mir scheint, ein Widerspruch vor, der mir um so unerklärlicher ist, als wie gesagt du Bois-Reymond selbst den Bau der beiden von ihm benützten Muskeln beschrieben und besonders erwähnt hat, dass jede Muskelhälfte ihren besonderen Nerven erhält.

II.

Du Bois-Reymond theilt am Schlusse seiner Abhandlung [1] mit, das ihm die positive Polarisation der Muskeln lange vor der Herausgabe des ersten Bandes seiner „Untersuchungen“ (1848) bekannt war und dass er durch sie zu seiner Auffassung der elektromotorischen Erscheinungen der Muskeln und Nerven geführt wurde. Aus der positiven Polarisation des Muskels habe er auf die der interpolaren Nervenstrecke geschlossen, und wenige Jahre später habe er diese, zunächst nur theoretisch angenommene innere positive Polarisation des Nerven wirklich entdeckt. „Sofern es,“ fährt du Bois-Reymond fort, „keine andere vernünftige

---

1. l. c. S. 59 [401].

Erklärung der positiven Polarisation geben dürfte, als die durch das Richten schon vorhandener Kräfte, leistet der Nachweis dieser Polarisation zugleich noch einen anderen Dienst. In meinen Augen wurde und wird dadurch der in Ermangelung eines natürlichen Querschnittes fehlende Beweis für das Vorhandensein elektro-motorischer Kräfte im unversehrten Nerven geliefert. Der aus umsichtiger Prüfung des natürlichen Muskelquerschnittes sich ergebende Beweis des Daseins solcher Kräfte im Muskel wird eben dadurch verstärkt."

In der positiven inneren Polarisation haben wir also nach du Bois-Reymond's eigenem Ausspruche den Ursprung und die Hauptstütze seiner ganzen Theorie der Muskel- und Nervenströme zu sehen. In Rücksicht hierauf halte ich es für geboten, hier nochmals an einer Reihe experimenteller Beispiele darzuthun, dass eine interpolare positive Polarisation im Sinne du Bois-Reymond's gar nicht nachweisbar ist.

Ich wähle zunächst einen Versuch, bei welchem die Reizelektroden in derselben Weise an den Muskel gelegt sind, wie bei du Bois-Reymond's Versuchen, obwohl diese Art der Stromzuführung aus den oben entwickelten Gründen im Allgemeinen nicht zu empfehlen ist. Statt eines durch Inscription getheilten Muskels aber benütze ich den curarisirten m. sartorius, welcher nach Aeby's Untersuchungen zwar nicht immer, aber doch in den meisten Fällen wirklich „monomer" ist, wie ich diess in der letzten (XII.) Mittheilung erörtert habe. Der durch Einklemmung des Beckenknochens und der Tibia gespannte Muskel befindet sich in horizontaler Lage, und zwar so, dass seine Kanten nach oben und unten liegen. Da der Muskel in seinem unteren Drittel sich durch Faserendigung verjüngt, so lege ich die untere Reizelektrode an die Grenze zwischen unterem und mittlerem Drittel, die obere $^1/_2$ Ctm. unterhalb des oberen Endes an die eine Breitseite des Muskels an. Diesen beiden Reizelektroden genau gegenüber liegt an der anderen Breitseite des Muskels je eine Bussolelektrode. In der Mitte zwischen diesen beiden liegt an derselben Seite eine dritte Bussolelektrode am Muskel. In raschem Wechsel lässt sich bald die untere und obere, bald die untere und mittlere, bald die mittlere und obere Elektrode in den Bussolkreis einschalten, so dass abwechselnd die ganze interpolare

Strecke oder aber nur die untere oder obere Hälfte derselben in den Bussolkreis zu liegen kommt. Sämmtliche Elektroden sind Röhrenelektroden. Zur Reizung benützte ich den ganzen Strom von 7 oder 8 Daniell. Die Reizdauer beträgt 5 Secunden, die Übertragungszeit 0·026—0,034 Sec. Ein so starker Strom gibt bei solcher Schliessungsdauer an einem frischen, gut erregbaren Muskel bei der genannten Anordnung der Reizelektroden stärkere positive anodische und schwächere negative kathodische Polarisation. Schalte ich also unmittelbar nach der Öffnung des Reizstromes die untere, an die Reizanode grenzende Hälfte der interpolaren Strecke ein, so bekomme ich einen starken *positiven* Polarisationsstrom, leite ich dagegen von der oberen, an die Reizkathode grenzenden Hälfte ab, so erhalte ich einen schwachen *negativen* Polarisationsstrom. Schalte ich endlich nach der Öffnung des Reizstromes die ganze interpolare Strecke in den Bussolkreis ein, so gibt nun dieselbe einen Polarisationsstrom, welcher der *Differenz zwischen der positiven anodischen und der negativen kathodischen Polarisation* entspricht, wobei die Veränderung des Widerstandes durch die Einschaltung einer längeren Muskelstrecke zu bedenken ist. Es wäre selbstverständlich am besten, wenn man nach einer und derselben Reizung die Polarisation aller drei Strecken je für sich, aber gleichzeitig messen könnte. Da dies nicht möglich ist, muss man mehrere Versuche an demselben Muskel machen.

Jeder vorhergehende Versuch beeinflusst die folgenden. Dies ändert hier nur einigermassen die Stärke, nicht die Richtung der einzelnen Polarisationsströme. Es handelt sich bei diesen Versuchen überhaupt nicht um subtile, sondern um relativ sehr handgreifliche Erscheinungen. Um den Einfluss der Reihenfolge, in welcher man die drei Strecken untersucht, zu eliminiren, macht man die Versuche an mehreren Muskeln in verschiedener Reihenfolge, oder man wiederholt eine Reihe an demselben Muskel in umgekehrter Folge, wie dies in den unten verzeichneten Versuchen zum Theil der Fall war. Nur darf man nicht zwischendurch die Stromesrichtung ändern. Denn ein so starker Strom schädigt an seiner Austrittsstelle sehr bedeutend das Vermögen der Muskelsubstanz zur positiven anodischen Polarisation. Wenn also die bei unserem Versuche als Eintrittsstelle des aufsteigenden

Reizstromes fungirende Muskelstelle zwischendurch als Austrittsstelle eines absteigenden Reizstromes gedient hat, kann sie bei der nächsten Reizung mit aufsteigendem Strome viel schwächer positive Polarisation zeigen, beziehungsweise sogar negative, wie ich dies in der vorigen Mittheilung bereits erwähnt habe. Genau der analoge Versuch lässt sich dann an einem anderen Muskel bei absteigender Richtung des Reizstromes anstellen, am besten mit dem anderen m. sartorius desselben Frosches.

Das Folgende gibt Beispiele solcher Versuchsreihen. Die römischen Ziffern entsprechen der zeitlichen Folge der Einzelversuche an demselben Muskel.

1. Aufsteigender Strom. 7 Daniell. Schliessungszeit 5″. Übertragungszeit zwischen 0″.026 u. 0″.034.

	Ganze interpolare Strecke	Untere Hälfte der interpolaren Strecke	Obere Hälfte der interpolaren Strecke
I.	+ 220		
II.		+ 342	
III.			— 45
IV.		+ 287	
V.	+ 177		
VI.			— 43
VII.	+ 123		

2. Absteigender Strom. 8 Daniell. Schliessungszeit 5″. Ubertragungszeit zwischen 0″.026 u. 0″.034.

I.	+ 200		
II.			+ 300
III.		— 35	
IV.			+ 239
V.	+ 136		
VI.		— 26	

Bei schwächeren Strömen überwiegt bei derselben Versuchsanordnung die negative kathodische Polarisation die positive anodische, so dass der von der ganzen interpolaren Strecke abgeleitete Polarisationsstrom negativ ist, wofür auch ein Beispiel folgen möge:

3. Absteigender Strom. 4 Daniell. Schliessungszeit 5″. Übertragungszeit zwischen 0″.026 u. 0″.034.

	Ganze interpolare Strecke	Untere Hälfte der interpolaren Strecke	Obere Hälfte der interpolaren Strecke
I.		— 92	
II.			+ 60
III.	— 30		

Nach solchen Versuchsergebnissen wird Niemand mehr annehmen wollen, dass die ganze interpolare Strecke in gleichem Sinne innerlich polarisirt werde. Höchstens könnte man daran denken, dass die eine Halbstrecke innere positive, die andere innere negative Polarisation erfahre, oder dass beide positiv und negativ zugleich polarisirt würden, aber so, dass die positive Polarisation an der anodischen, die negative an der kathodischen Hälfte der interpolaren Strecke überwiege. Dies wäre freilich eine ganz andere Art der Polarisation der interpolaren Strecke als wie sie du Bois-Reymond angenommen hat.

Nun lässt sich aber zwingend erweisen, dass auch eine solche auf beiden Hälften der interpolaren Strecke entgegengesetzte innere Polarisation, wie wir sie einmal annehmen wollen, keineswegs durch den Strom innerhalb der interpolaren Strecke direct erzeugt sein könnte, sondern lediglich durch eine von den anodischen, beziehungsweise kathodischen Stellen der Muskelsubstanz in die interpolare Strecke hinein fortgepflanzte Veränderung der Muskelsubstanz bedingt sein müsste.

Sobald man nämlich, ohne sonst etwas an der ganzen Versuchsanordnung zu ändern, die anodischen Stellen des Muskels, welche soeben noch starke anodische positive Polarisation zeigten, abtödtet und denselben Reizstrom abermals in derselben Richtung schliesst, zeigt sich nach der Öffnung keine positive, sondern höchstens schwache negative anodische Polarisation.

Ich habe den Versuch in verschiedener Weise angestellt und immer dieses Ergebniss erhalten. Zum Beispiel wurde dem horizontal ausgespannten Sartorius der Reizstrom durch die Knochen zugeleitet, und eine Bussolelektrode in der Mitte, die andere an der Insertionstelle des Muskels am Becken angelegt. Nach der Öffnung des absteigenden Reizstromes wurde der positive Polarisationsstrom gemessen. Die Abtödtung des oberen Muskelendes geschah mittels eines erhitzten Glasstäbchens, mit welchem der Muskel in der Gegend seines natürlichen Querschnittes berührt wurde. Nach der Abtödtung legte ich die obere Elektrode wieder an dieselbe Stelle an. Durch die Abtödtung verdickt sich das Muskelende und der Strom tritt jetzt nicht mehr durch die kurze Sehne, sondern durch das abgestorbene Muskelstück in die noch lebendige Muskelsubstanz ein und hat also jetzt an der Eintrittsstelle in die letztere eine geringere Dichte als zuvor. Desshalb wurde schon bei dem, noch am unversehrten Muskel angestellten Versuche ein kleines vierfaches Blättchen mit physiologischer Kochsalzlösung getränkten Fliesspapiers von beiden Seiten an die Sehne in die flache Rinne gelegt, welche sich zwischen Muskelende und Knochen befindet. Hierdurch wurde die Stromdichte an der Eintrittstelle des Stromes in den Muskel entsprechend gemindert. Nun wurde der Strom von 4 Daniell absteigend 5″ lang durch den Muskel geschickt, und es ergab sich, um einen besonderen Fall zu nennen, positive Polarisation im Betrage von 129^sc.[1] Hierauf wurde die obere Bussolelektrode abgeschoben und nachdem das Muskelende abgetödtet worden war, wieder angelegt. Es ergoss sich jetzt der starke im Muskel absteigende „Demarcationsstrom" des Muskels in den Bussolkreis. Als der Muskel wieder abgekühlt und sein Strom constant geworden war, wurde

[1] Es waren zwei Reizungen mit aufsteigendem Strom vorhergegangen und desshalb die positive Polarisation bereits vermindert.

letzterer compensirt, und nun derselbe Reizstrom wie zuvor abermals 5″ absteigend angewandt: jetzt ergab sich negative Polarisation im Betrage von 13sc..

Auch bei seitlicher Zuleitung des Reizstromes habe ich derartige Versuche angestellt. Man denke sich die beiden Reizelektroden in mässiger Entfernung von den Muskelenden an die eine Breitseite des Muskels angelegt. Die eine Bussolelektrode liegt an der anderen Breitseite genau gegenüber der oberen Reizelektrode, die zweite in der Mitte des Muskels. So erhielt ich z. B. bei einem absteigenden Strome von 8 Daniells und 5″ Schliessungsdauer nach der ersten Reizung einen positiven Polarisationstrom im Betrage von 300sc., nach der dritten einen ebensolchen von immer noch 239sc.. Hierauf wurden die obere Reizelektrode und die obere Bussolelektrode abgerückt, die Stelle des Muskels, an welcher sie denselben berührt hatten, von beiden Seiten her mit einem erhitzten Glasstäbchen berührt, dann mit Kochsalzlösung (0·6°/₀₀) benetzt und endlich die beiden Elektroden wieder an dieselbe Stelle gebracht, wie zuvor. Nachdem der starke, im Muskel absteigende „Demarcationsstrom“ constant geworden war, wurde compensirt, und hierauf mit demselben absteigenden Strome wie zuvor 5″ lang gereizt: nach der Öffnung ergab sich eine negative Polarisation von 36sc..

Bei Abtödtung durch Hitze ist mit der neuen Reizung so lang zu warten, bis die erhitzte Stelle sich wieder abgekühlt hat. Uebrigens aber ist der Erfolg derselbe, wenn man die Muskelsubstanz durch Quetschen mit einer Pincette local abtödtet. Nach Quetschung des unteren Sartoriusendes erhielt ich hierbei durch aufsteigende Reizströme von derjenigen Stärke und Schliessungszeit, bei welcher sie am unversehrten unteren Ende schon positive anodische Polarisation im Betrage von weit über hundert Skalentheilen gaben, nur ganz geringfügige negative anodische Polarisation, und selbst der ganze Strom von 2 Daniells gab bei Schliessungszeiten bis zu 10″ nur schwache negative Polarisation bis zu 20sc., während er bei normalem Zustande des unteren Muskelendes schon bei kurzen Schliessungszeiten einen so starken positiven anodischen Polarisationstrom zu geben pflegt, dass das Spiegelbild der Skala sofort aus dem Gesichtsfeld hinausgetrieben wird. Der Unterschied der Wirkungen vor und nach der Abtödtung

Reizelektroden das Vermögen der Muskelsubstanz zu positiver anodischer Polarisation bald herabgesetzt, so dass die negative kathodische Polarisation mehr und mehr ins Übergewicht kam, beziehungsweise sogar auch an der Anode negative Polarisation eintrat.

Da die ganze interpolare Strecke im Bussolkreise lag, so konnte in der Ablenkung des Magneten nur die algebraische Summe des anodischen und kathodischen Polarisationstromes zum Ausdrucke kommen. Die Versuchsanordnung Tschirjew's habe ich im Wesentlichen schon bei einigen meiner allerersten Versuche über Polarisation des Muskels benützt. Ich legte an den horizontal ausgespannten Muskel von unten her zwei kleine Cylinder aus Elektrodenthon in querer Richtung zur Längsaxe des Muskels und an die Enden dieser Cylinder einerseits die Reiz-, anderseits die Bussolelektroden. Diese Anordnung hat vor der Tschirjew's den Vorzug, dass die Polarisationsströme durch dieselben Stellen der Muskeloberfläche ein- und austreten, wie die Reizströme.

Im Vergleiche zu du Bois-Reymond's Versuchsanordnung hat die von Tschirjew benützte immerhin den wesentlichen Vorzug, dass dabei die zur Beobachtung kommenden Polarisationsströme nur das Ergebniss von zwei Polarisationen sind, einer anodischen und einer kathodischen, während bei du Bois-Reymond's Versuchen neben den beiden Polarisationen in der Gegend der Reizelektroden noch die bedeutenden Polarisationen an der Inscription in Betracht kamen.

Ich habe auch an du Bois-Reymond's Muskelpräparat, sowie an dem von ihm als gracilis benannten Muskel allein, einige Versuche angestellt, indem ich den Reizstrom durch die Knochen zuleitete. Dabei erhielt ich von einem und demselben Muskel bei derselben Intensität des Reizstromes sehr verschieden starke und verschieden gerichtete Polarisationsströme, je nachdem ich die Elektroden bei immer gleichem gegenseitigen Abstande von beiläufig 1 Cm. an der einen oder anderen Stelle des Muskels anlegte, gleichviel ob ich dasselbe Elektrodenpaar vor jeder neuen Reizung verschob, oder von vornherein mehrere Bussolelektroden an den Muskel anlegte und wechselnd je zwei derselben mit der Bussole verband, wie ich dies oben bei analogen

Versuchen beschrieben habe. Das Gewirr verschieden gerichteter oder doppelsinniger Polarisationen war aber begreiflicherweise so gross, dass ich mich nicht versucht fühlte, mich eingehender damit zu beschäftigen. Gibt man, wie du Bois-Reymond, den Elektroden immer dieselbe Lage am Muskel, so müssen freilich auch die Polarisationsströme ein gewisses Gesetz zeigen.

Du Bois-Reymond nannte die Schliessungszeit, welche für eine bestimmte Stärke des Reizstromes an einem frischen Präparate nöthig war, um sofort doppelsinnige Polarisation zu erhalten, die „kritische Zeit". Kürzere Schliessungszeiten gaben bei demselben Reizstrome positive, längere im Allgemeinen negative, unter besonderen Bedingungen (bei absteigenden Strömen von 30 und 40 Grove!) jedoch auch wieder positive Polarisation. Nach allem Gesagten hat die Bestimmung dieser „kritischen Zeit" keinen erheblichen Werth.

Man könnte jedoch von einer kritischen Schliessungszeit bei der anodischen Polarisation sprechen, weil dieselbe am frischen Muskel, schwache Reizströme vorausgesetzt, bei kurzer Schliessungszeit negativ, bei längerer aber positiv ist. Indessen selbst angenommen, man könnte bei einer ganzen Versuchsreihe an immer frischen Muskeln eine immer gleiche Dichte des Stromes an den anodischen Stellen herbeiführen, so würde diese „kritische Zeit" doch sehr wesentlich von der Erregbarkeit des Muskels abhängen, welche selbst bei gleichgehaltenen Fröschen eine ziemlich verschiedene ist.

Für die kathodische Polarisation lässt sich, bis jetzt wenigstens, von einer kritischen Zeit nicht sprechen, weil es mir bis jetzt nicht gelungen ist, eine positive kathodische Polarisation nachzuweisen. Bei seitlichem Anlegen der Reizelektroden, wobei der Reizstrom also die Muskelfasern zum Theile quer oder schräg durchsetzt, habe ich allerdings wiederholt doppelsinnige und sogar einmal positive kathodische Polarisation beobachtet. Da aber die meisten Muskelfasern bei dieser Art der Stromzuführung in der Gegend der Kathode anodische und kathodische Stellen zugleich enthalten, und überdies die Stromdichte an den ersteren eine andere ist als an den letzteren, so hätte eine doppelsinnige Polarisation hier nichts Überraschendes. Ich kann jedoch über diesen Punkt ein bestimmtes Urtheil noch nicht aussprechen,

ist hier noch viel auffälliger, weil der Strom in das normale untere Muskelende mit grösserer Dichte eintritt, als in die oberhalb des gequetschten Endes liegende, noch lebendige Muskelsubstanz.

Dass nun aber die oberhalb des abgetödteten unteren oder unterhalb des abgetödteten oberen Muskelendes liegende Muskelsubstanz ebenso wie der ganze übrige unversehrte Muskel ihr Vermögen zu positiver anodischer Polarisation nicht etwa verloren haben, lässt sich leicht durch Controlversuche zeigen.

Die somit sichergestellte Thatsache, dass ein Reizstrom, der durch todte und absterbende Muskelsubstanz in die noch erregbare lebende Substanz eintritt, nicht im Stande ist, an den anodischen Stellen der letzteren nach der Öffnung positive anodische Polarisation auszulösen, gerade so wie er nach Biedermann's Untersuchung auch keine Öffnungszuckung mehr gibt, beweist, dass die Ursache der sogenannten positiven Polarisation jedenfalls im Wesentlichen, wenn nicht ausschliesslich, nicht in Veränderungen gesucht werden muss, welche der Strom auf der ganzen oder auch nur einem Theile der interpolaren Strecke direct erzeugt, sondern in Veränderungen, welche an den anodischen Stellen der Muskelsubstanz gesetzt werden, beziehungsweise von den ersteren in die letztere eine Strecke weit fortgepflanzt werden. Der positive Polarisationsstrom ist also geknüpft an die Integrität der anodischen Stellen der erregbaren Substanz.

Dass man mit übermässig starken Strömen, welche durch eine abgetödtete Stelle hindurch in den Muskel geschickt werden, noch schwache positive anodische Polarisation erhalten könne, ist aus naheliegenden Gründen, nicht zu bezweifeln; erhält man doch auch unter solchen Umständen noch schwache Öffnungscontractionen.

Auch die negative kathodische Polarisation wird durch Abtödtung der Austrittstelle des Stromes fast ganz unmöglich, sofern Stärke und Dauer des letzteren nicht zu gross sind.

Die Versuche, bei welchen die Reizelektroden dem Muskel seitlich anliegen, haben den Übelstand, dass die Stärke der Polarisationserscheinungen bei gleicher Stärke des Reizstromes wesentlich mit davon abhängen muss, ob die Elektroden mit einer mehr oder minder grossen Fläche den Muskel berühren. Denn

hierdurch ist die Dichte bestimmt, mit welcher der Strom in den Muskel eintritt oder aus ihm austritt. Von dieser Dichte aber hängt die Stärke der anodischen und kathodischen Polarisation ab. Wenn auch die Dichte des Stromes in der eigentlich interpolaren Strecke, d. h. soweit die Stromfäden den Muskelfasern parallel sind, durchwegs gleich ist, kann sie doch an der Ein- und Austrittstelle eine andere und damit auch die Stärke der Polarisation eine sehr verschiedene sein, wodurch auch die Messung der Intensität des Reizstromes viel an Werth verliert. Auch ist es, wie schon oben (S. 449) auseinander gesetzt wurde, durchaus nicht unwesentlich, dass der Strom hierbei in querer oder schiefer Richtung in die Fasern eintritt, und dass fast alle Fasern von Stromantheilen durchsetzt werden, also anodische und kathodische Stellen zugleich haben.

Neuerdings hat Tschirjew[1] über Versuche am m. sartorius berichtet, in deren Ergebnissen er eine Bestätigung der Theorie du Bois-Reymond's sieht. Er legte die beiden Reizelektroden an die eine, die beiden Bussolelektroden (Pinselelektroden nach Fleischl) genau gegenüber an die andere Muskelfläche so an, dass die interpolare Strecke etwa 15 Mm. betrug.

Er erhielt „bei den kurzen Schliessungszeiten des polarisirenden Stromes — übrigens bis 4″ und zuweilen mehr — und bei möglichst frischen Präparaten rein positive Ausschläge des Magneten. Mit der weiteren Verlängerung der Schliessungszeit aber, wie mit der Dauer des Versuches und der Abnahme der Erregbarkeit des Präparates bekamen die Ausschläge doppelsinnigen Character — dem positiven ging ein negativer voran — um später in rein negative überzugehen.“ Wie aus einer Versuchstabelle hervorgeht, wechselte Tschirjew in derselben Versuchsreihe die Stromesrichtung von einem Versuche zum andern. Die Erklärung seiner Resultate ergibt sich unmittelbar aus dem früher Gesagten. Das Wechseln der Stromesrichtung machte die mit einer Reizelektrode in Berührung stehende Stelle des Muskels bald zur Eintritts- bald zur Austrittstelle des Reizstromes. Durch die kathodische Stromeswirkung wurde in der Gegend beider

---

[1] Du Bois-Reymond's Archiv f. Physiologie 1883. Supplementband. Festschrift. S. 284.

weil ich, wie gesagt, die im Allgemeinen unzweckmässige seitliche Stromzuführung nur selten benutzt habe und daher keine längeren Versuchsreihen über die dabei stattfindende Polarisation besitze. Die Erörterung der Frage muss Gegenstand einer besonderen Untersuchung über Polarisation bei querer und schräger Durchströmung sein.

Du Bois-Reymond vermied die Stromzuführung durch die natürlichen Muskelenden, weil er den von ihm nachgewiesenen secundären Widerstand in den dünnen Sehnen fürchtete, welcher, da bis zu 50 Grove'sche Elemente und Schliessungszeiten bis zu 5 Minuten benützt wurden, allerdings erheblich sein müsste. Bei unseren Versuchen, welche mit allerhöchstens 8 Daniell'schen Elementen angestellt wurden, kam ein solcher secundärer Widerstand um so weniger in Betracht, als eine strenge Überwachung der Stärke des Reizstromes sich vorerst überhaupt nicht als nothwendig erwies. Daher wir uns auch nicht mit Messungen des Reizstromes aufgehalten haben. Bei detaillirteren Untersuchungen wird dieselbe allerdings bisweilen nöthig sein. Man darf jedoch nicht etwa meinen, dass unsere Versuche desshalb nicht mit denen du Bois-Reymond's vergleichbar seien, weil wir verhältnissmässig viel schwächere Ströme benützten. Denn es kommt ja doch nicht auf die Intensität, sondern auf die Dichte des Stromes im Muskel an, und diese ist an den natürlichen Enden des Sartorius, besonders am unteren unverhältnissmässig grösser als bei derselben Stromstärke im dicken Theile des von du Bois-Reymond benützten Muskelpaares, wenngleich der Sartorius bei Stromzuleitung durch die Knochen einen viel grösseren Widerstand bietet, als jenes Muskelpaar bei seitlicher Stromzuleitung. Daher können nur die mit ungewöhnlich starken Strömen angestellten Versuche du Bois-Reymond's nicht ohne Weiteres mit den unserigen in Parallele gebracht werden.

Erwägt man die Sorgfalt und Exactheit, mit welcher du Bois-Reymond seine Versuche anzustellen, und den Scharfsinn, welchen er beim Entwurfe wie bei der Ausdeutung derselben zu entwickeln pflegt, so muss man sich fragen, wie ein so ausgezeichneter Forscher in einen so fundamentalen Irrthum verfallen konnte, in einen Irrthum, welcher dadurch für ihn bedeutungsvoll

wurde, dass er seine ganze Theorie der Muskel- und Nervenströme wesentlich mit darauf baute. Ich finde die Ursache des Irrthums hauptsächlich darin, dass du Bois-Reymond den mechanischen Reizerfolgen am Muskel nicht dasselbe eingehende Studium gewidmet hat, wie den elektrischen. Dies geht unter Anderem schon daraus hervor, dass er noch im Jahre 1881 in seiner Schrift über die von Dr. Sachs am Zitteraal angestellten Untersuchungen beiläufig bemerkte, [1] dass „bei unmittelbarer Reizung" (mit dem elektrischen Strome) „die Zuckung auf allen Punkten des Muskels zugleich beginnt." Ganz abgesehen von Bezold's und Engelmann's bezüglichen Untersuchungen, hat Biedermann schon im Jahre 1879 zwingende Beweise dafür erbracht, dass dem nicht so ist, sondern dass die Schliessungszuckung an den kathodischen, die Öffnungszuckung an den anodischen Stellen des Muskels beginnt. Man könnte hiernach an eine auf der ganzen interpolaren Strecke gleichzeitig beginnende Contraction nur noch bei solchen Strömen denken, deren Dichte im Muskel grösser ist, als bei den stärksten von Biedermann benützten Reizströmen.

Hätte nicht du Bois-Reymond an der alten Ansicht von der gleichzeitigen Erregung auf der ganzen interpolaren Strecke festgehalten, ja hätte er die Frage nach dem Ausgangspunkte der Erregung bei directer elektrischer Muskelreizung auch nur als eine noch offene betrachtet, so hätte er zu seinen Versuchen über Polarisation wohl kaum Muskeln benützt, welche durch Inscriptionen getheilt sind. Dass nun aber gerade die Muskeln, welche er aus gewissen Zweckmässigkeitsgründen wählte, Inscriptionen besitzen, war gleichsam ein unglücklicher Zufall. Denn wären diese Inscriptionen nicht dagewesen, so hätte du Bois-Reymond wenigstens bei den Versuchen mit Ableitung des Polarisationsstromes von der einen oder anderen Hälfte der interpolaren Strecke, sofort erkennen müssen, dass seine Annahmen irrige waren.

In einer späteren Mittheilung werde ich die Versuche du Bois-Reymond's über secundär-elektromotorische Erscheinungen am Nerven zu besprechen haben.

---

[1] Dr. Carl Sachs: Untersuchungen am Zitteraal, bearbeitet von du Bois-Reymond. Leipzig 1881. S. 226.